Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans, nov. sp.

Von

Eva Krüger.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Freiburg im Br.)

Mit Tafel III—VI.

Inhalt.

I. Einleitung.

Nachdem das Vorkommen von Heterochromosomen und ihre Beziehung zur Geschlechtsbestimmung bei gonochoristischen Arten der verschiedensten Tierklassen nachgewiesen worden war, ergab sich zunächst die Frage, auf welche Weise der verschiedene Chromosomenbestand von Männchen und Weibchen bei denjenigen Tieren hergestellt wird, welche einen komplizierteren Entwicklungscyclus durchmachen, und zwar einen Generationswechsel zwischen einer parthenogenetischen oder hermaphroditischen Generation und einer getrenntgeschlechtlichen.

Für die Lösung der ersten Frage sind besonders die Arbeiten von T. H. Morgan (1909 und 1912), W. B. von Baehr (1909) und Stevens

(1909) an Phylloxeriden und Aphididen bedeutungsvoll geworden. Die genannten Autoren konnten eine doppelte Regulation der Chromosomenzahl feststellen. Einmal nämlich lassen sich unter den Eiern, die zur Entstehung der getrenntgeschlechtlichen Generation führen, zwei Sorten unterscheiden: Weibcheneier, die den gesamten Chromatinbestand enthalten, und Männcheneier, in denen die Autosomen vollzählig, die Geschlechtschromosomen nur zur Hälfte vertreten sind. Die Verminderung der Zahl der Geschlechtschromosomen in den Männcheneiern auf die Hälfte wird nach Morgan (1912) dadurch bewirkt, daß die betreffenden chromatischen Elemente nach der Reifeteilung mit dem Richtungskörper ausgestoßen werden; von Baehr hingegen konnte für *Aphis saliceti* zeigen, daß schon vor der Reifeteilung nur die Hälfte der Geschlechtschromosomen in der Äquatorialplatte vorhanden ist. Die zweite Chromatinregulation vollzieht sich während der Spermatogenese, und zwar in der Weise, daß Samenzellen mit Geschlechtschromosomen gebildet werden, die zur Befruchtung fähig sind, und Spermien ohne Geschlechtschromosomen, welche der Degeneration anheimfallen.

Über das Verhalten des Chromatins im Falle eines Generationswechsels zwischen Hermaphroditismus und gonochoristischer Fortpflanzung berichten die Arbeiten von Boveri (1911) und Schleip (1911 a und b). Beide Verfasser untersuchten das gleiche Objekt, *Angiostomum nigrovenosum*, und stimmen in den Hauptpunkten miteinander überein. Da ich im Verlauf meiner Arbeit noch mehrfach auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen zurückkommen werde, halte ich es für zweckmäßig, einen kurzen Überblick über dieselben zu geben.

Beide Autoren stimmen zunächst darin überein, daß in der Keimbahn der gonochoristischen Weibchen zwölf Chromosomen, in der der Männchen elf vorhanden sind; zehn davon sind jeweils Autosomen, beim Weibchen die zwei andern, beim Männchen das eine übrige dagegen Geschlechtschromosomen. Die Weibchen bilden demnach reife Eier mit sechs chromatischen Elementen, während die Männchen, wie Boveri zeigen konnte, Spermien mit fünf und Spermien mit sechs Chromosomen liefern. Von diesen beiden Spermiensorten kann aber nur die mit dem Geschlechtschromosom zur Befruchtung gelangen, denn die Individuen der parasitisch-hermaphroditischen Generation haben das Soma von Weibchen und besitzen in ihren Ovogonien, wie Schleip und Boveri angeben, zwölf Chromosomen. Da nun auch die Spermatocyten dieser Zwitter in letzter Linie aus den Ovogonien her-

vorgehen, müssen sich in der Spermatogenese zwei Geschlechtschromosomen nachweisen lassen. Dies ist tatsächlich der Fall, und zwar sind die Geschlechtschromosomen nach Schleip, schon in den Spermatocyten I. O. dadurch ausgezeichnet, daß sie sich frühzeitiger als die gewöhnlichen Chromosomen herausdifferenzieren, wobei noch eines dem andern besonders vorauseilt. Während der beiden Samenreifeteilungen fallen die Geschlechtschromosomen dadurch auf, daß sie sich bei der Wanderung zu den Spindelpolen den Autosomen gegenüber verspäten. Ein weiterer Unterschied macht sich in der Art der Teilung bemerkbar; die Autosomen erleiden nämlich in der ersten Samenreifeteilung die Reduktion, in der zweiten werden sie äqual geteilt; umgekehrt verhält es sich mit den Geschlechtschromosomen. Auf diese Weise werden jeder Spermatocyte II. O. zwei Heterochromosomen und fünf gewöhnliche Chromosomen zugeteilt, jeder Spermatide ein Geschlechtschromosom neben den fünf Autosomen. Erst während der Umwandlung der Spermatiden in die Spermien tritt nun die Chromatinregulation, nach Schleip in der Weise ein, daß je eines der beiden Heterochromosomen in der Nähe der Äquatorialplatte in einer dunkel gefärbten Plasmazone liegen bleibt, die später von den fertigen Spermien als Restkörper abgelöst wird und zu grunde geht. In seltenen Fällen kann es vorkommen, daß beide Geschlechtschromosomen in eine Spermatide gelangen. Im allgemeinen aber entstehen zweierlei Spermien, die bei der Befruchtung der Eier, die alle sechs Chromosomen enthalten, Embryonen mit elf und Embryonen mit zwölf Chromosomen, also die Männchen, bzw. die Weibchen der getrenntgeschlechtlichen Generation liefern.

Außer bei *Angiostomum nigrovenosum* mit seinem komplizierten Entwicklungscyclus konnten auch in einfacheren Fällen bei Nematoden Geschlechtschromosomen nachgewiesen werden; nämlich bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides*, *Ascaris felis*, *Heterakis* und *Strongylus*-Arten (Boveri [1909], Edwards [1910], Gulick [1911]). Es schien deshalb von Interesse, gerade bei den Nematoden, deren Heterochromosomen in ihrem Verhalten relativ gut bekannt sind, weitere Fragen nach der Beziehung zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung zu untersuchen. So unternahm ich es im März 1911 auf Anraten des Herrn Professor Schleip, die cytologischen Grundlagen für die Fortpflanzungsverhältnisse derjenigen freilebenden Nematoden aufzusuchen, deren Biologie nach den Arbeiten von Maupas (1900) und Potts (1910) besonders dafür geeignet schien.

Maupas beschreibt in seiner Abhandlung über die Fortpflanzungs-

verhältnisse freilebender Nematoden eine ganze Reihe von Arten, die sich fast nur aus Individuen weiblichen Körperbaues zusammensetzen. Bei genauer Untersuchung stellte es sich heraus, daß die vermeintlichen Weibchen proterandrische, autogame Hermaphroditen sind. Die Bildung von Spermien geschieht einmal zu Beginn der Geschlechtsreife. Nur für *Rhabditis gurneyi* konnte Potts feststellen, daß zwei- oder sogar dreimal ein neuer Spermienvorrat entsteht; ähnlich ist es ja auch bei *Angiostomum nigrovenosum*. Neben den Weibchen gibt es bei den hermaphroditischen Arten immer noch einige wenige Männchen; dieselben sind nicht als Complementärmännchen, wie die Männchen der Cirripedien, aufzufassen, sondern sie stellen nach Maupas und Potts atavistische Individuen dar, die sich von einem früheren, gonochoristischen Zustand herleiten und mit der Vervollkommnung des Hermaphroditismus mehr und mehr an Zahl abnehmen, während sie zugleich ihren sexuellen Instinkt einbüßen. Neben diesen Hermaphroditen finden sich unter den freilebenden Nematoden parthenogenetische Arten, bei denen die Männchen ganz reduziert sind, und bei denen im Weibchen kein Sperma mehr gebildet wird.

Die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen ist bei diesen Nematoden offensichtlich recht kompliziert, aber auch sehr interessant. Es ergeben sich folgende Einzelfragen für die speziell cytologische Behandlung des Problems:

Bilden die hermaphroditischen, autogamen Nematoden ohne Generationswechsel regelmäßig zweierlei Spermien in gleicher Zahl wie es *Angiostomum nigrovenosum* tut? Wenn das der Fall ist, liegt dann die Erklärung für das seltene Auftreten der Männchen darin, daß die Spermien ohne Geschlechtschromosom etwa wie bei den Männchen der Aphididen und Phylloxeriden degenerieren und nur in seltenen Fällen erhalten bleiben, um durch eine Befruchtung das Vorkommen der Männchen zu bedingen?

Oder tritt etwa die Chromatinregulation, die zur Bildung von zweierlei Spermien führt, nur noch selten ein?

Welcher Unterschied besteht in dem Verhalten des Chromatins in Ovo- und Spermatogenese?

Und zweifellos hat auch die cytologische Untersuchung der parthenogenetischen Nematoden, die bis jetzt noch aussteht, ein Interesse.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Weismann, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die gütige Überlassung des Themas; ihm und Herrn Professor

Dr. DOFLEIN danke ich aufrichtig für das freundliche Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten. Vor allem ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. SCHLEIP, für die Anregung zu dieser Arbeit und seine zahlreichen, wertvollen Ratschläge, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ferner möchte ich es nicht unterlassen, dem Herrn Privatdozenten Dr. KÜHN, Assistent am hiesigen Institut, für mannigfache, freundliche Hilfe aufrichtig zu danken.

Auch hier möchte ich Herrn Professor Dr. E. BRESSLAU in Straßburg i. Els. meinen herzlichsten Dank sagen für die liebenswürdige Unterstützung, die er mir durch seinen erfahrenen Rat bei der Bestimmung des *Rhabditis* zuteil werden ließ.

II. Material und Methode.

Zur Untersuchung der Frage nach dem Vorkommen und Verhalten der Geschlechtschromosomen bei hermaphroditischen, autogamen Nematoden diente mir *Rhabditis aberrans* nov. sp., die ich im nächsten Kapitel genauer beschreiben werde. Ich erhielt die Art neben verschiedenen andern Rhabditiden aus feuchter Erde des Mooswaldes bei Freiburg i. Br. Bringt man nämlich auf solche feucht und dunkel gehaltene Erdproben eine leicht faulende Substanz, etwa Fleischstücke irgendwelcher Art — ich selbst verwendete Pferdefleisch — so treten nach wenigen Tagen große Mengen von Nematoden in der Umgebung des Fäulnisherdes auf. Wie schon SCHNEIDER (1866) angibt, ernähren sich zahlreiche Vertreter der Gattung *Rhabditis* von Substanzen, die sich in Zersetzung befinden. Sobald die zur Verfügung stehende Nahrung aufgezehrt ist, sterben die erwachsenen Individuen ab; die Larven aber encystieren sich und überdauern auf diese Weise mehr oder weniger lange Perioden von Nahrungsmangel. Entstehen dann neue Fäulnisherde im Boden, so schlüpfen die Larven aus und wandern der nahrungsreichen Stelle zu, um dort heranzuwachsen und sich zu vermehren. Wenn auch hier alle Nährsubstanz verbraucht ist, enzystieren sich die vorhandenen Larven in derselben Weise, wie oben angegeben wurde. Daher kommt es, daß man überall in feuchter Erde lebende Nematoden oder eingekapselte Larven findet, natürlich eine Anzahl verschiedener Arten nebeneinander. So befanden sich in den Erdproben meiner ersten Kulturen vier Arten der Gattung *Rhabditis*, von denen aber zwei getrennten Geschlechtes und daher für meine Untersuchung unbrauchbar waren. Von den beiden andern züchtete ich die größere, in technischer Hinsicht zur Bearbeitung vorteilhaftere Art in Reinkultur weiter, indem ich in Glasschälchen von 5 cm Durchmesser je

ein Tierchen isolierte und ihm zur Nahrung einige Tropfen faulenden Fleischsaftes gab. Diese Nährflüssigkeit stellte ich mir auf sehr einfache Weise dadurch her, daß ich Fleisch in kleine Stücke zerschnitt und in Leitungswasser ausziehen ließ. Die Lebensweise der Tiere konnte in diesem relativ durchsichtigen Medium leicht unter dem Mikroskop verfolgt werden.

Zur Untersuchung der cytologischen Fragen wurden große Mengen von Nematoden mit heißem Sublimat nach Gilson-Petrunkewitsch fixiert, bis zum absoluten Alkohol in der Centrifuge behandelt und dann mit Hilfe von kurzen dünnen Glasröhrchen in Celloidin-Paraffin eingebettet. Sodann wurden 10 μ dicke Schnitte angefertigt und nach verschiedenen Methoden gefärbt. Für die Stadien der Spermatogenese erwiesen sich Eisenhämatoxylin mit Lichtgrün oder ohne Gegenfärbung sowie Boraxcarmin-Bleu de Lyon als besonders vorteilhaft. Die letztgenannte Färbung war neben Alauncarmin auch für die Stadien der Eireife günstig; ebenso lieferte Delafields Hämatoxylin-Pikrocarmin schöne und klare Bilder. Ferner wurden Totalpräparate von Eiern durch Zerquetschen der Würmer hergestellt und mit Delafields Hämatoxylin-Pikrocarmin gefärbt. Zum Studium der Eireife und Befruchtung dienten außerdem Beobachtungen am lebenden Tier.

III. Morphologie der Rhabditis aberrans.

Die Nematodenart, die mir als Untersuchungsobjekt diente, gehört der Gattung *Rhabditis* an; da ich sie bei eingehendem Vergleiche mit keiner der bisher beschriebenen hermaphroditischen *Rhabditis*-Formen identifizieren konnte und da auch Herr Professor Dr. E. Bresslau, als Kenner der freilebenden Nematoden, mir in der freundlichsten Weise nach genauer Prüfung bestätigte, daß es sich um eine unbekannte Art handelte, so hatte ich dieselbe zu benennen und gebe ihr den Namen *Rhabditis aberrans* n. sp. Der Name wurde im Hinblick auf die eigenartigen Fortpflanzungs- und Geschlechtsverhältnisse gewählt, die von den Fortpflanzungsverhältnissen aller bisher genau untersuchten Tiere abweichen.

Ehe ich jedoch auf dieselben eingehe, will ich eine genaue Schilderung der Morphologie vorausschicken und zunächst einen Überblick über die Größenverhältnisse in Form zweier Tabellen geben. In der ersten Tabelle sind nur Durchschnittswerte angeführt, denn die Tiere wachsen, vom Beginn der Geschlechtsreife an gerechnet, noch beträchtlich heran, von etwa 850 μ Gesamtlänge bis auf 1500 μ. Die zweite Tabelle enthält hingegen relativ konstante Werte, da die darin

angegebenen Verhältnisse der einzelnen Körperteile zur Länge des ganzen Körpers sich nicht wesentlich ändern.

Tabelle I.

Gesamtlänge	1330 μ	853 μ
Mundhöhle	18 »	11 »
Oesophagus	250 »	105 »
Schwanz	143 »	60 »
Körperbreite	80 »	60 »
Entfernung Vorderende—Vulva	714 »	— »
Spicula	— »	40 »

Tabelle II.

Verhältnis der Längen zur Gesamtlänge:

Mundhöhle Gesamtlänge:	1,35 %	1,3 %
Oesophagus Gesamtlänge:	18,8 %	12,3 %
Schwanz Gesamtlänge:	10,1 %	7,5 %
Körperbreite Gesamtlänge:	6 %	7,5 %
Vorderende Vulva Gesamtlänge:	53,7 %	—
Spicula Gesamtlänge:	—	4,7 %

Die Art *Rh. aberrans* wird wie die von Maupas (1900) und Potts (1910) geschilderten Hermaphroditen fast ausschließlich von Individuen mit der äußeren Organisation von Weibchen vertreten. Indem ich mich auf dieses äußere Merkmal beziehe, werde ich im folgenden, wie dies auch Maupas und Potts tun, die Hermaphroditen stets als Weibchen bezeichnen. Eine geschlechtsreife *Rhabditis aberrans* weist folgenden Bau auf:

Der Mund ist von sechs Lippen umstellt, die je eine kurze Papille tragen. Die Mundhöhle ist von einer Chitinschicht ausgekleidet und führt in den Oesophagus, an dem eine vordere und eine hintere Verdickung zu unterscheiden sind. Der hintere Bulbus ist am stärksten gewölbt und trägt einen dreiteiligen Zahnapparat (Taf. III, Fig. 1 u. 2). Auf den Oesophagus folgt der gleichmäßig breite Darm, der erst dicht vor seiner ventral gelegenen Mündung in einen kurzen, schmalen Enddarm übergeht (Taf. III, Fig. 1 u. 3). An dieser Stelle befinden sich zwei große, runde Drüsenzellen, die Analdrüsen (Taf. III, Fig. 3).

Der Schwanz (Taf. III, Fig. 2 u. 3) läuft in eine feine Spitze aus und erleidet etwa auf der Mitte zwischen After und Schwanzende einen leichten Knick dorsalwärts.

Der Nervenring umfaßt den Oesophagus dicht unterhalb des ersten Bulbus (Taf. III, Fig. 1 u. 2).

Die Excretionsorgane sind am lebenden Tier schlecht sichtbar und wurden nicht eingezeichnet, da sie keine zur Charakteristik des Tieres wesentliche Merkmale darstellen.

Die Geschlechtsöffnung, die Vulva, liegt ventral, aber nicht genau in der Mitte des Körpers, sondern caudalwärts verschoben (Tabelle II. Vulva). Die Ovarien (Taf. III, Fig. 1 und Taf. IV, Fig. 7) sind paarige Schläuche, deren blinde Enden dorsal, annähernd auf der Höhe der Vulva liegen. Die Länge des dorsalen Teiles der Eischläuche vom blinden Ende bis zur Umbiegungsstelle nach der Ventralseite beträgt etwa 230 μ; die beiden ventralen Ovarialabschnitte vereinigen sich vor der Vulva zu einer kurzen Vagina. Keimzone, Synapsis- und Wachstumszone findet man im dorsalen Teil; ventral liegen ebenfalls noch einige stark herangewachsene Ovocyten; hier schließt sich jederseits ein kurzes leicht gewundenes Receptaculum seminis an, (Fig. 1 u. 6). das die zu Anfang der Geschlechtsreife vom Weibchen selbst gebildeten Spermien enthält. Auf das Receptaculum folgt der Uterus, der jederseits höchstens fünf bis sechs Eier und Embryonen einschließt.

Betrachtet man die Keimdrüsen eines eben geschlechtsreif gewordenen Weibchens (Taf. III, Fig. 6), so fällt im dorsalen Abschnitt jederseits die Hodenzone, an der Umbiegungsstelle zur Ventralseite die Ansammlung der fertigen Spermien auf. Der Uterus zeigt noch deutlich die Kerne seiner Wandung, die erst später beim Eintreten der Eier plattgedrückt und unsichtbar werden.

Neben den Weibchen treten in geringer Zahl Männchen auf, die bedeutend kleiner als die Weibchen sind (Tabelle I). Man erkennt ein Männchen leicht an seinem hellen Hoden, seinem gedrungenen Körperbau und der breiten Bursa am Schwanzende (Taf. III, Fig. 4). An dem unpaaren Keimschlauch (Taf. IV, Fig. 8) ist ein kurzer, dorsaler Abschnitt mit Keim- und Synapsiszone und ein langer, ventraler Teil mit der Zone der Reifeteilungen und fertigen Spermien zu unterscheiden. Der Endabschnitt des Hodens, das Vas deferens, ist mit Spermien dicht angefüllt; es mündet mit dem Darm zusammen nach außen. An dieser Stelle befinden sich zwei starke, im Leben hellbräunlich gefärbte Spicula und ein dorsales, kürzeres Mittelstück (Taf. III, Fig. 5).

Der Schwanz endigt mit einer feinen, geraden Spitze, die von der

häutigen Bursa nicht mit umhüllt wird (Fig. 5). Die Bursa trägt jederseits neun Papillen, die in Gruppen von 2, 3, 3 und 1 angeordnet sind, wie die Fig. 5 veranschaulicht.

IV. Fortpflanzungsweise.

Die Lebensweise der *Rhabditis aberrans* gleicht in vielen Punkten der Biologie der von Maupas (1900) beschriebenen hermaphroditischen Nematoden.

Ein Weibchen bringt im Laufe von 4—5 Tagen 220—260 Eier hervor. Während der ersten 3 Tage werden die Eier auf dem 4- bis 32-Zellenstadium abgelegt; dann aber tritt, wie dies Maupas für verschiedene Rhabditiden angibt, eine Verzögerung der Eiablage ein, so daß die Eier erst auf einer späteren, dem Larvenstadium nahen Entwicklungsstufe nach außen gelangen. In etwa der Hälfte der beobachteten Fälle schlüpften die Larven sogar noch im Uterus aus der Eihülle, fraßen das Muttertier allmählich aus und machten häufig ihre erste Häutung noch innerhalb der mütterlichen Cuticula durch, die recht widerstandsfähig ist und nur durch die kräftigen Bewegungen der jungen Larven zerstört wird.

Wie Maupas beobachtet hat, werden nach den entwicklungsfähigen Eiern noch zwei- bis dreimal so viele unbefruchtet abgelegt, die dann degenerieren. Die Ursache ist nach Maupas in der Erschöpfung des Spermienvorrates der Hermaphroditen zu suchen. Eine derartige Beobachtung ließ sich an *Rhabditis aberrans*, wenigstens in dem gleichen Maße, nicht machen. Wohl zerfallen stets einige der letzten Eier, aber nicht weil sie unbefruchtet bleiben, sondern weil das Muttertier selbst durch die oben geschilderte Entwicklung der Larven in ihrem Körper geschädigt wird. Ebenso degeneriert eine Anzahl von Eiern bei denjenigen Individuen, welche nicht durch die Larven zerstört werden; doch auch hier kann die Erscheinung auf anormale Bedingungen innerhalb des mütterlichen Organismus zurückgeführt werden, denn solche zerfallende Eier fanden sich ausschließlich in den ältesten Tieren meiner Kulturen, die durch ihre lang gestreckte Haltung und fast absolute Bewegungslosigkeit erkennen ließen, daß sie ihre Lebenstätigkeit einzustellen begannen. Die Annahme, daß bei *Rhabditis aberrans* Mangel an Sperma die Degeneration der letzten Eier verursacht, ist aus bestimmten Gründen, die ich bald erwähnen will, unhaltbar.

Die Entwicklung der Eier geht unter normalen Bedingungen in folgender Weise vor sich: spätestens 2 Tage nach der Reifung des

Eies schlüpft aus der Hülle eine junge Larve aus, die innerhalb 10 bis 11 Tagen unter viermaliger Häutung heranwächst. Nach der Zahl der Häutungen lassen sich also fünf Entwicklungsstadien unterscheiden, von denen vier der Larvenperiode angehören, das letzte aber durch den Beginn der Keimzellenbildung als das Stadium der Geschlechtsreife gekennzeichnet wird. Bei *Rhabditis aberrans* entstehen, wie bei andern freilebenden hermaphroditischen Nematoden, zuerst die Samenzellen, nach einem Zeitraum von etwa 2 Tagen die Eier. Eine wiederholte Spermienbildung ist bei der vorliegenden Art nicht nachweisbar. Die Eiproduktion dauert 4—5 Tage; wenn ein Tier dann nicht von den Larven innerhalb seines Körpers zerstört wird, bleibt es noch 2—3 Tage am Leben, nimmt aber kaum noch Nahrung auf, liegt beinahe regungslos am Boden des Kulturschälchens und läßt die oben beschriebene Degeneration der letzten Eier erkennen.

Nachdem die Entwicklung der *Rhabditis aberrans*, wie sie unter normalen Bedingungen verläuft, geschildert worden ist, erübrigt es noch, zu untersuchen, inwiefern sie durch äußere Einflüsse verändert werden kann.

Über die Bedeutung der Ernährung vermag ich nur wenig auszusagen. Verdünnung der Nährflüssigkeit brachte eine Größenabnahme, Konzentrierung ein stärkeres Wachstum der Tiere mit sich. Die Zeitdauer der Entwicklung und die Zahl der abgelegten Eier blieben unverändert.

Die Höhe der Temperatur ist auf die Lebensäußerungen der *Rhabditis aberrans* von großem Einfluß. Bei Temperaturen von 10—25° C blieben die normalen Verhältnisse bestehen; stieg jedoch das Thermometer im Zimmer über 26° C, so machte sich eine Hemmung aller Lebensprozesse bemerkbar. Die Eiproduktion hörte allmählich auf, erwachsene Tiere und Larven starben ab, und die Embryonen gelangten nicht mehr zur Entwicklung. Ähnliche Degenerationserscheinungen beobachtete Maupas schon bei Temperaturen von 23—24° C in Kulturen verschiedenen Alters, und führte die Schädigung der Tiere ebenfalls auf die Wirkung der erhöhten Temperatur zurück.

Ein wichtiger Faktor für die Erhaltung der normalen Lebensweise ist in einer genügenden Zufuhr von Sauerstoff gegeben. Befand sich nämlich in einem Kulturschälchen eine so hohe Flüssigkeitsschicht, daß sich die Nematoden trotz lebhaft schlängelnder Bewegungen nicht mehr längere Zeit hindurch an der Oberfläche halten konnten, so gingen sie bald zugrunde.

Schließlich muß ich noch eine Schädigung erwähnen, die sich in ähnlichen Degenerationserscheinungen bemerkbar machte, wie die durch die hohe Temperatur hervorgerufenen, eine Schädigung, die nach meiner Ansicht durch eine zu reichliche Anhäufung der Excretstoffe der Nematoden hervorgerufen wird. Hielt ich nämlich die Tiere länger als 5—6 Wochen in der gleichen Kulturschale, ohne an der vorhandenen Nährflüssigkeit etwas zu ändern, so wurde bald die volle Größe von den heranwachsenden Individuen nicht mehr erreicht, die Entwicklungsperiode wurde auf 20—22 Tage verlängert und die Eiproduktion um ein Drittel herabgesetzt. Nach wenigen Tagen starben die betreffenden Kulturen ganz aus. Wie ich schon erwähnte, ist wahrscheinlich die giftige Wirkung der eignen Excretstoffe die Ursache jener Erscheinungen, denn wenn die Tiere im Anfang der Degenerationsperiode in gleich alten, aber reinen Fleischsaft übertragen wurden, traten die normalen Verhältnisse wieder ein.

Was nun das Vorkommen der Männchen bei der Art *Rhabditis aberrans* betrifft, so beträgt ihre Zahl im Verhältnis zu der der Weibchen nur 0,4‰. Neben vielen kleinen Zählungen wurden noch drei große Kulturen genau durchgesehen, in denen ich übereinstimmend mit meinen ersten Berechnungen die genannte Zahl feststellen konnte; die Kulturen enthielten:

5 000 ♀♀	2 ♂♂
2 448 »	— »
2 563 »	2 »
10 011 ♀♀	4 ♂♂

Diese überaus seltenen Männchen sind jedenfalls nur atavistische Formen, wie es auch die Männchen der übrigen freilebenden, hermaphroditischen Nematoden sind. MAUPAS und POTTS nehmen für diese Männchen ganz allgemein an, daß sie mit der Entwicklung von der getrenntgeschlechtlichen Fortpflanzung zum Hermaphroditismus und von diesem zur Parthenogenese mehr und mehr an Zahl abnehmen, bis sie bei Arten mit vollkommener Parthenogenese ganz ausfallen.

Nur ein einziges Mal im Verlauf meiner 16monatlichen Beobachtung trat ein Abweichen im Vorkommen der Männchen ein; und zwar beobachtete ich Ende August 1911 in mehreren Kulturen viel mehr Männchen als gewöhnlich. Ich entnehme meinem Tagebuch die betreffenden Werte (S. 98):

24. VIII. 11.	Kultur	10	800 ♀♀	6 ♂♂
25. » »	»	5	46 »	1 »
25. » »	»	6	80 »	2 »
25. » »	»	9	220 »	3 »
26. » »	»	18	350 »	12 »
28. » »	»	24	367 »	3 »
28. » »	»	11	93 »	4 »
28. » »	»	15	38 »	1 »
			1994 ♀♀	32 ♂♂

Die Zahl der Männchen in diesen Kulturen wuchs also von 0,4°/₀₀ auf 16°/₀₀, d. h. auf das 40fache der Normalzahl. Welche Ursachen diese plötzliche Vermehrung bedingten, kann ich nicht angeben; schon in der nächsten Generation war das normale Verhältnis wieder hergestellt. Die acht Kulturen, in denen sich die relativ große Menge von Männchen befand, waren mit noch acht andern zugleich angesetzt, und alle wurden in derselben Weise gehalten. Auch die Stammtiere aller 16 Kulturen waren einer und derselben älteren Kultur entnommen. Trotzdem machte sich nur in der Hälfte der Fälle ein abweichendes Verhalten im Vorkommen der Männchen bemerkbar.

Der sexuelle Instinkt der Männchen ist bei *Rhabditis aberrans* vollständig verloren gegangen, genau wie bei den von MAUPAS beschriebenen Arten: *Rhabd. Caussaneli*, *Rhabd. Perrieri*, *Rhabd. dolichura*. Auch die Männchen, die in den oben erwähnten Kulturen in größerer Zahl als gewöhnlich auftraten, verhielten sich in dieser Beziehung ebenso wie die übrigen Männchen der Art und copulierten niemals.

Da an dieser Stelle über die Fortpflanzung der *Rhabditis aberrans* gesprochen wurde, so muß gleich hier die merkwürdige und theoretisch wichtige Tatsache angeführt werden, daß die ihrem Bau nach hermaphroditische Art *Rhabditis aberrans* sich doch fast rein parthenogenetisch vermehrt. Auf dieses eigenartige Verhalten der Art kam ich erst durch die genaue cytologische Untersuchung, und die Beweise für die angegebene Tatsache werde ich im Kapitel über die Ovogenese geben.

V. Ovogenese.

1. Das Ovarium in den ersten Larvenstadien.

Ehe ich mit der Betrachtung der Eireifung beginne, möchte ich kurz den Bau der jüngsten Ovarialanlage und ihre erste Entwicklung schildern, besonders, weil diese Verhältnisse bei *Rhabditis aberrans* anders liegen, als sie für *Angiostomum nigrovenosum* von NEUHAUS (1903) beschrieben worden sind. Dagegen stimmen meine Beobach-

tungen mit denen überein, die MAUPAS (1899) an freilebenden Rhabditiden gemacht hat.

NEUHAUS gibt an, daß bei dem die Eihülle verlassenden *Angiostomum* die Geschlechtsanlage aus 16—20 Zellen besteht; für dieses Stadium beschreibt NEUHAUS noch keine Differenzierung in Geschlechtszellen und Terminalzellen. Einige Stunden nach dem Ausschlüpfen aber ist die Geschlechtsanlage stabförmig und trägt an ihren Enden »je eine Zelle, die zwar heller erscheint, als die eigentlichen Geschlechtszellen, mit denselben aber in dem homogenen Aussehen des Plasmas, sowie der Größe der Kerne und des Nucleolus vollkommene Übereinstimmung aufweist. Diese Terminalzellen . . . weisen auf die Bestimmung hin, die Wandung des späteren Ovariums zu bilden. Ähnliche aber etwas kleinere Zellen finden sich stellenweise seitlich auf der Geschlechtsanlage, sind also offenbar von dieser abgeschieden worden, um an der Bildung der Ovarialwand teilzunehmen.«

Dem gegenüber beschreibt MAUPAS die Ovarialanlage der Larven von *Rhabditis Caussaneli* in folgenden Worten: »Le rudiment génital est composé de deux gros noyaux génératifs nucléolés et de deux petites cellules somatiques.« MAUPAS findet also schon auf dem Zweizellenstadium der Ovarialanlage neben den beiden Geschlechtszellen zwei kleine Zellen, die er den Keimzellen gegenüber als somatische bezeichnet, die demnach die Anlage der Ovarialwand darstellen. Auf dem Stadium der stabförmigen Geschlechtsanlage haben sich, nach MAUPAS, auch diese somatischen Zellen vermehrt, so daß man seitlich von den Geschlechtszellen eine Anzahl kleiner Hüllzellen findet. Außerdem ist oben und unten je eine Terminalzelle sichtbar, die sich aber durch ihre Kleinheit, ebenso wie die seitlichen Wandzellen von den eigentlichen Geschlechtszellen wesentlich unterscheidet.

Wie MAUPAS die Geschlechtsanlage von *Rhabditis Caussaneli* schildert, verhält sich dieselbe auch bei *Rhabditis aberrans*. Im Gegensatz zu *Angiostomum* besteht die Ovarialanlage der ausschlüpfenden Larve aus vier Zellen, von denen schon am lebenden Tier zwei Keimzellen und zwei Terminalzellen deutlich voneinander unterschieden sind. Noch schärfer tritt aber der abweichende Bau beider Zellarten an Schnittpräparaten hervor. Bei einer eben ausgeschlüpften Larve erkennt man ventral, unter dem Darm die Ovarialanlage, die sich aus den beiden Keimzellen und den oben und unten etwas schräg anliegenden Terminalzellen zusammensetzt (Taf. IV, Fig. 9). Das Plasma aller vier Zellen erscheint homogen, bei den Geschlechtszellen etwas heller. Die Hüllzellen haben einen kleinen, dicht von Chromatinfäden durch-

zogenen Kern mit einem unscheinbaren Nucleolus; der Kern der Urkeimzellen dagegen ist ein großes helles Bläschen, das durch seinen deutlich erkennbaren Nucleolus und die periphere Anordnung kompakter Chromatinklümpchen sogleich auffällt (Taf. IV, Fig. 14). Im Laufe der Entwicklung vermehren sich zunächst die Hüllzellen, so daß man neben den beiden Geschlechtszellen bald sechs bis acht Wandkerne unterscheiden kann (Taf. IV, Fig. 10). Dann nehmen auch die Geschlechtszellen an Zahl zu, wie die Fig. 11—13 (Taf. IV) zeigen, doch habe ich keine Mitosen auffinden können. Fig. 13 stellt einen Schnitt dar, der die stabförmige Gestalt der Geschlechtsanlage, Terminal- und seitliche Hüllzellen erkennen läßt, also ein Stadium darstellt, wie es NEUHAUS für *Angiostomum* einige Stunden nach dem Ausschlüpfen schildert. Der Unterschied ist aber darin gegeben, daß die Terminalzellen bei *Angiostomum* mit den Geschlechtszellen übereinstimmend gebaut sind, während sie bei *Rhabditis aberrans*, wie ich oben gezeigt habe, sehr verschiedene Gestaltung besitzen. Außerdem nimmt NEUHAUS an, daß die seitlichen Wandzellen, von der Geschlechtsanlage abgeschieden werden, während meine Präparate (Fig. 9 u. 10) darauf hinweisen, daß sie Abkömmlinge der beiden ursprünglichen Terminalzellen der jungen Ovarialanlage darstellen. Dieselbe Anschauung vertritt MAUPAS für *Rhabditis Caussaneli.*

Was nun endlich die Abkunft der beiden zuerst auftretenden Terminalzellen betrifft, so läßt uns NEUHAUS darüber im Unklaren und betont nur die Ähnlichkeit mit den Geschlechtszellen. Ob er von diesen die Terminalzellen abgeleitet wissen will, gibt er nicht an. Ich selbst kann auch nichts genaueres über den Ursprung der fraglichen Zellen sagen, möchte sie aber jedenfalls nicht für Abkömmlinge der Geschlechtszellen halten. Übrigens bezeichnet sie auch MAUPAS als »Cellules somatiques«. Möglicherweise sind die Terminalzellen Mesodermzellen, die sich erst spät im Laufe der Embryonalentwicklung den Urgeschlechtszellen anlagern, denn auf jüngeren Stadien sieht man noch keine Verbindung zwischen den Urgeschlechtszellen und irgendwelchen Nachbarzellen. Die beiden Urkeimzellen selbst sind schon sehr früh vor den somatischen durch ihren typischen Bau (vgl. Taf. IV, Fig. 14) ausgezeichnet; daher ist es mir zum mindestens unwahrscheinlich, daß sie nachträglich, auf den letzten Stadien der Embryonalentwicklung die so ganz anders gebauten Terminalzellen liefern sollen.

Die weitere Entwicklung der Ovarialanlage zu schildern, würde zu weit führen; zudem ist hier gegenüber den Ergebnissen von MAUPAS

und NEUHAUS nichts Neues zu verzeichnen. Ich will nur kurz angeben, daß die Kerne der Ovarialanlage, wie sie in Fig. 13 veranschaulicht ist, bereits die Größe und den Bau besitzen (Taf. IV, Fig. 15), wie die Ovogoniumkerne des ausgebildeten Ovariums (Taf. IV, Fig. 16).

2. Keimzone.

Wie schon in dem Abschnitt über die Morphologie angegeben wurde, befindet sich im dorsalen Teil jedes Keimschlauches die Keimzone. Ihre Zellen, die Ovogonien, liegen dicht nebeneinander, doch durch deutliche Zellgrenzen geschieden (Taf. IV, Fig. 7). Eine Rhachis fehlt, vielleicht weil ein besonderes Ernährungsorgan bei der verhältnismäßig geringen Länge der Keimdrüse überflüssig sein mag. Auch bei andern Rhabditiden wird die Rhachis vermißt, so bei *Rhabditis Caussaneli* (MAUPAS, 1900).

Die Ovogonien (Taf. IV, Fig. 16) sind kleine Zellen mit homogenem Plasma und einem großen, hellen Kernbläschen, in dem ein dunkel färbbarer Nucleolus und vorwiegend peripher angeordnetes Chromatin sichtbar sind. Auf diesem Stadium verhält sich alles Chromatin gleichartig; eine frühe Herausdifferenzierung einzelner Chromosomen tritt nicht ein. Die Teilungen der Ovogonien verlaufen offenbar sehr rasch, so daß es mir nicht gelungen ist, Polansichten der Äquatorialplatte zu finden. In den Tausenden von Tieren, die ich untersuchte, bemerkte ich nur wenige seitliche Ansichten (Taf. IV, Fig. 17, 18), in denen natürlich jedes Zählen der Chromosomen unmöglich war. Ich möchte aber annehmen, daß die Zahl der chromatischen Elemente in den Ovogonien 18 beträgt, da ich ebenso viele in der Prophase zur ersten Furchungsteilung sowie in somatischen Kernen des Embryos zählen konnte.

3. Synapsiszone.

Nach Beendigung der Ovogonienteilungen tritt die junge Ovocyte zunächst in das Synapsisstadium ein (Taf. IV, Fig. 19). Der Chromatinknäuel befindet sich aber hier seitlich im Kernraum, wie es sonst allgemein ist, während bei *Angiostomum nigrovenosum* nach SCHLEIP (1911b) die Chromatinmasse in der Mitte gelegen war. Das Vorkommen der Synapsisperiode ist überaus regelmäßig und wurde in keinem Tier vermißt; auch die Gestaltung des Kernes in dieser Phase war stets so gleichmäßig, daß man hier auf keinen Fall die Synapsis für ein Kunstprodukt halten kann.

4. Wachstumszone.

Die Wachstumsperiode der Ovocyten ist recht lang (Taf. IV, Fig. 7); Kern und Plasma wachsen in annähernd gleichem Verhältnis heran. Auf jungen Wachstumsstadien (Taf. IV, Fig. 20) erscheint der Nucleolus vollkommen homogen; mit Eisenhämatoxylin ist er tief schwarz färbbar, während Boraxcarmin und Delafields Hämatoxylin eine schwache Färbung hervorrufen. Das Chromatin durchzieht den Kernraum in Gestalt von unregelmäßigen Strängen, die nicht zählbar sind, und die nie einen Längsspalt aufweisen. Ebenso verhält sich der Kern auch auf etwas älteren Wachstumsstadien (Taf. IV, Fig. 21), nur ist hier das Aussehen des Nucleolus verändert, da man häufig hellere Vacuolen in seiner Grundsubstanz erkennen kann. Wenn die Ovocyte schließlich ihre volle Größe erreicht hat (Taf. IV, Fig. 22), erscheint der Nucleolus wieder homogen. Die Chromatinstränge sehen zackiger und unregelmäßiger ans als vorher, doch ein Längsspalt ist auch jetzt nicht nachweisbar. Die Fig. 22 mag vielleicht den Anschein erregen, als habe sich die Zahl der Chromatinstränge vermehrt; das ist aber nicht so, sondern die Stränge sind nur so stark herangewachsen, daß sie vom Mikrotommesser häufiger durchschnitten werden als vorher.

Wenn die Ovocyte ihre volle Größe erreicht, beginnt die Herausdifferenzierung der Chromosomen. Neben dem Nucleolus, der eine blasse Färbung und unregelmäßige Gestalt angenommen hat, erkennt man die fädige Struktur der Kerngrundsubstanz, und zwischen diesen Fäden liegen, noch locker und von verschiedener Gestaltung, 18 Chromosomen, die nach ihrem Bau und Aussehen univalent zu sein scheinen (Taf. IV, Fig. 23). Daß sie es wirklich sind, geht aus später zu besprechenden Tatsachen hervor. Während das Ei in das Receptaculum seminis einwandert, verdichten sich die Chromosomen immer mehr, bis sie die Form von kurzen, gedrungenen Stäbchen angenommen haben; zugleich wird der Nucleolus blasser und blasser, zerfällt häufig in mehrere Stücke und verschwindet schließlich ganz (Taf. IV, Fig. 24, 25). Kurz vor dem Eindringen des Spermiums, noch vor Auflösung der Kernmembran, liegen dann nurmehr die 18 Chromatinelemente in der Mitte des Kernraumes (Taf. V, Fig. 26).

5. Die Richtungskörperbildung.

Ungefähr gleichzeitig mit dem Eindringen des Spermiums löst sich die Kernmembran der Ovocyte auf, und man zählt auch hier in der Äquatorialplatte der Prophase zur ersten Reifeteilung 18 Chromo-

somen (Taf. V, Fig. 27, 29). Es findet also keine nachträgliche Vereinigung der Chromosomen in der Äquatorialplatte statt, wie sie McDowall (1906) bei *Angiostomum nigrovenosum* gefunden hat. Die Richtungsspindel hat zunächst eine tangentiale Lage zur Eiperipherie (Taf. V, Fig. 29), später stellt sie sich radiär ein (Taf. V, Fig. 30); dann beginnt die Teilung. Dieselbe erstreckt sich offenbar auf alle Chromosomen; denn ein Blick auf Fig. 30 zeigt, daß weit mehr als neun Chromatinelemente in jeder Tochterplatte vorhanden sind, auch kann man annäherungsweise 18 feststellen.

Wenn auf diese Weise die erste Reifeteilung vollendet ist, bildet sich zunächst neben dem Richtungskörper ein Ruhekern aus (Taf. V, Fig. 35). Es fragt sich nun, ob hier ein interkinetisches Ruhestadium vorliegt, oder ob nur eine einzige Reifeteilung durchlaufen wird, während die zweite unterbleibt. Meine Präparate zeigen, daß diese letzte Vermutung die richtige ist: Der Ruhekern, der in Fig. 35 noch nahe der Eiperipherie neben dem Richtungskörper lag, wird später (Taf. V, Fig. 36) annähernd im Eicentrum gefunden, während der Richtungskörper noch nicht abgeschnürt und ein zweiter nicht hinzugekommen ist. Fig. 37 (Taf. V) zeigt dann den Eikern in Prophase zur Furchungsteilung und Fig. 36 (Taf. V) die Furchungsspindel; auf beiden Stadien ist nur ein Richtungskörper vorhanden, und Spuren eines zweiten, degenerierenden fehlen. Einen einwandfreien Beweis liefern die Beobachtungen am lebenden Tier, wo man ohne Schwierigkeit und in der verhältnismäßig kurzen Zeit von $1^1/_2$—2 Stunden alle Vorgänge vom Beginn der Reifeteilung bis zur Entstehung des Zweizellenstadiums verfolgen kann. Für die folgenden Schilderungen verweise ich auf die Abbildungen Taf. V, Fig. 39—49, von denen Fig. 39—42 an einem Tier, Fig. 43—49 an einem andern Exemplar gezeichnet wurden. In Fig. 39 sieht man (links) den Eikern, der bereits dem vorderen Eipol entgegenrückt; etwas später (Fig. 40) hat der Kern die Eiperipherie erreicht und verliert seine deutlichen Umrisse, weil er in Prophase zur Reifeteilung eintritt; während derselben ist er nur als ein helles Bläschen zu erkennen, das sich ein wenig über die Eioberfläche erhebt (Fig. 41). Nach Vollendung der Reifeteilung treten Eikern und Richtungskörper scharf umrissen nebeneinander hervor, ein Stadium, das in dem gefärbten Präparat von Fig. 35 festgehalten wurde. Die Wanderung des Ruhekernes nach dem Eicentrum ist am lebenden Tier leicht zu beobachten (Fig. 44—46) und vollzieht sich innerhalb einer Viertelstunde. Während dieser Zeit verschwinden auch die amöboiden Fortsätze des Eiplasmas, die das Stadium der Reifeteilung charak-

terisieren. Ohne daß eine zweite Teilung eingetreten wäre, bildet sich inzwischen die Furchungsspindel aus, zuerst senkrecht zur Längsachse des Eies (Fig. 47), dann derselben parallel; (Fig. 48) bald sind die beiden ersten Zellen gebildet (Fig. 49). Schon auf dem Stadium der Fig. 47 ist der Richtungskörper endgültig abgeschnürt; dasselbe zeigt auch das gefärbte Präparat, das Fig. 39 zugrunde liegt und in dem der Richtungskörper oberflächlich über dem Eiplasma gelegen ist. Auf den in den eben besprochenen Figuren sichtbaren Spermakern gehe ich weiter unten ein.

Es konnte also im obigen Abschnitt aus Präparaten nahe gelegt und nach Untersuchungen am lebenden Tier bewiesen werden, daß das Ei von *Rhabditis aberrans* nach dem Eindringen des Spermiums nur eine einzige Reifeteilung durchmacht, die nach den Präparaten Fig. 28—30 zu urteilen, eine Äquationsteilung darstellt. Die Erklärung dieser merkwürdigen Tatsache wird aus den Schilderungen des nächsten Abschnittes hervorgehen.

VI. Eindringen des Spermiums.

Nachdem in der Beschreibung der Ovogenese gezeigt werden konnte, daß die Eier von *Rhabditis aberrans* nur eine einzige Eireifungsteilung durchmachen, die eine Äquationsteilung darstellt, ist es wichtig zu untersuchen, ob nun eine Befruchtung eintritt und in welcher Weise in diesem Fall die Chromosomenzahl des Embryos zustande kommt, die, wie ich später zeigen werde, ebenfalls 18 beträgt.

Meine Schnittpräparate zeigen zunächst folgendes: Zur Zeit der Prophase (Taf. V, Fig. 33) liegt nahe der Eiperipherie das eben eingedrungene Spermium, das hier ein völlig normales Aussehen hat. Zur Zeit der Polplattenformation (Taf. V, Fig. 34) ist aber keine Spur des Spermiums mehr nachzuweisen. Ebensowenig tritt es später im Laufe der Eireifung wieder in die Erscheinung: Fig. 36 zeigt den Eikern, doch liegt in seiner Nähe kein Spermakern, und auch das Stadium der Prophase zur Furchung (Taf. V, Fig. 37) weist nicht darauf hin, daß eine Verschmelzung von Ei- und Samenkern stattgefunden hätte. Dieses Verschwinden des Spermiums sowie die vorher festgestellte Tatsache, daß nur ein Richtkörper gebildet wird, lassen nun vermuten, daß trotz des Eindringens des Spermiums die Entwicklung parthenogenetisch vor sich geht. Auch hier waren es die Untersuchungen am lebenden Tier, die einen einwandfreien Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung lieferten, und zwar spielten sich alle Vorgänge an

etwa 30 darauf hin verfolgten Eiern in den wesentlichen Punkten übereinstimmend ab.

Während der Eikern in der oben beschriebenen Weise dem vorderen Eipol zuwandert und seine Teilung durchmacht, bleibt der Spermakern, ohne seine Lage zu verändern, nahe seiner Eintrittstelle an der Eiperipherie liegen (Taf. V, Fig. 39—41). Wenn Eikern und Richtungskörper erscheinen, ist der Spermakern entweder schon ganz verschwunden, oder er hat ein undeutliches und verschwommenes Aussehen angenommen (Taf. V, Fig. 43). Das Unsichtbarwerden des Spermiums geht sehr rasch vor sich; man sieht seine Umrisse immer unklarer werden, und bald verschwindet das helle Bläschen vollkommen im umgebenden Plasma: die Samenzelle wird offenbar resorbiert. Hier wäre zwar noch die Annahme möglich, daß der Kern vorübergehend sein Ruhestadium aufgibt, um erst später vor der Verschmelzung mit dem Eikern noch einmal sichtbar zu werden. Das ist aber nicht richtig, der Spermakern ist endgültig verschwunden und gelangt nicht wieder zur Beobachtung (Taf. V, Fig. 44—49). Dagegen sieht man den Eikern, wie schon vorher geschildert wurde, in den Eimittelpunkt rücken und ohne eine Verschmelzung mit dem Spermakern die erste Furchungsteilung durchlaufen. Gerade die Stadien der Verschmelzung der Vorkerne sind von Ziegler (1895) an *Rhabditis teres* und *Diplogaster longicaudus* genau geschildert und abgebildet worden, und man kann die typischen Vorgänge an befruchteten Eiern dieser und andrer zweigeschlechtlichen und hermaphroditen Nematoden so leicht verfolgen, daß etwas Ähnliches hier nicht hätte übersehen werden können. Die Eier von *Rhabditis aberrans* eignen sich vorzüglich zur Beobachtung am Leben und über die Richtigkeit der angeführten Tatsachen kann kein Zweifel herrschen. Wenn ich die Sicherheit dieser Angaben hier ausdrücklich betone, so geschieht das deshalb, weil das Ergebnis ein so eigenartiges und interessantes ist. Um es kurz zu wiederholen, so verläuft die Entwicklung bei *Rhabditis aberrans* in folgender Weise:

Das Spermium dringt zur Zeit der Prophase zur Eireifeteilung in das Ei ein; dasselbe macht nur eine einzige Richtungsteilung durch, die eine äquale ist; inzwischen wird das Spermium resorbiert. Der Eikern wandert in das Eicentrum und beginnt sogleich die erste Furchungsteilung. Daraus geht hervor, daß das Eindringen des Spermiums keine wesentliche Bedeutung hat, sondern daß Parthenogenese an Stelle der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung getreten ist.

Die Chromosomenzahl in der Äquatorialplatte der Furchungsteilung enthält 18 stabförmige Chromosomen (Taf. V, Fig. 31). Da keine Befruchtung vorangegangen ist, haben wir hier also den einwandfreien Beweis dafür, daß in der Reifeteilung sämtliche Chromosomen der Ovocyte I. O. geteilt worden sind.

Den weiteren Verlauf der Furchung konnte man am Leben noch bis über das 32-Zellenstadium hinaus verfolgen, dann starben die Eier wegen Sauerstoffmangel unter dem Deckglas ab; gezeichnet habe ich keines dieser Stadien mehr, da sie völlig normal und in derselben Weise ausgebildet sind, wie es Ziegler für die Regenwurmnematoden beschreibt. Auch die Zeitdauer der Entwicklung ist hier wie dort die gleiche, wenn man natürlich die Zeit abrechnet, die die zweite Reifeteilung und die Verschmelzung der Vorkerne beanspruchen. Die Zeit vom Eindringen des Spermiums bis zur Vollendung der ersten Reifeteilung beträgt z. B. nach Ziegler bei den Regenwurmnematoden 50—60′, bei *Rhabditis aberrans* 40—60′; von der Vollendung der letzten Reifeteilung bis zum Sichtbarwerden der Furchungsspindel verstreichen bei jenen 15—25′, bei *Rhabditis* 15—20′; die erste Furchungsteilung nimmt in beiden Fällen einen Zeitraum von 15—25′ in Anspruch.

An dieser Stelle sei eine Tatsache erwähnt, die ich im theoretischen Teil zu erklären versuchen werde, nämlich die, daß ein einziges Mal die Bildung eines zweiten Richtungskörpers und dann folgende Befruchtung zur Beobachtung gelangten. Das Schicksal dieses Eies konnte ich leider nicht verfolgen, da ich es unter dem Mikroskop nicht im Auge behalten konnte; es wurde neben fünf andern abgelegt, von welchen sich nur vier zum geschlechtsreifen Tier entwickelten, während zwei auf dem jüngsten Larvenstadium abstarben.

VII. Spermatogenese.

1. Keimzone.

Wie ich bereits bei der Schilderung der Fortpflanzungsweise angegeben habe, tritt *Rhabditis aberrans* nach 10—12 Tagen des Larvenlebens in das Alter der Geschlechtsreife ein, und zwar beginnend mit der Bildung der Samenzellen. Eine halbschematische Rekonstruktion dieses Stadiums (Taf. III, Fig. 6) zeigt im dorsalen Abschnitt jedes Keimschlauches eine Zone kleiner, dichtgedrängter Zellen, die den Ovogonien vollkommen gleichen. Teilungen sind, wie in den älteren Tieren, auch bei diesen jungen Zwittern äußerst selten.

2. Synapsiszone.

Nach Vollendung der Ovogonienteilungen, treten die jungen Ovocyten in ein Synapsisstadium ein, das von dem, in der Ovogenese geschilderten in nichts abweicht.

3. Wachstumszone.

Erst während der Wachstumsperiode macht sich ein Unterschied zwischen Spermato- und Ovogenese geltend, denn das Wachstum der Ovocyten geht jetzt lange nicht so weit als bei der Eientwicklung. Auf einem Stadium, das dort in Fig. 20 (Taf. IV) veranschaulicht war, bleibt das Wachstum stehen (Taf. VI, Fig. 52) und nun kann man die Zelle als Spermatocyte I. O. bezeichnen, da bald die Herausdifferenzierung der Chromosomen beginnt und die Samenreifeteilungen darauf folgen. Wenn ich die Zellen der Keim- und Synapsiszone und der jüngsten Wachstumsperiode als Ovogonien und Ovocyten, nicht aber als Spermatogonien und Spermatocyten bezeichne, so geschieht das, weil das Tier, das diese Keimzellen produziert, seinem äußeren Bau nach ein Weibchen ist, und weil die Zellen selbst in nichts von den entsprechenden Stadien älterer Individuen abweichen. Maupas (1900), Schneider (1866), Boveri (1911), und Schleip (1911b) benennen die Zellen in derselben Weise.

Ein Unterschied in der Entstehung der Hodenzonen bei *Rhabditis aberrans* gegenüber *Angiostomum nigrovenosum* ist darin gegeben, daß die Bildung von Spermien nur einmal während der Entwicklung, und zwar zu Beginn der Geschlechtsreife vor sich geht. Damit fallen natürlich auch alle Übergangsstadien fort, die Schleip zwischen Ovo- und Spermatocyten beschreibt. Auch nach Beendigung der Spermienbildung sind keine Übergangsbilder sichtbar; es wachsen einfach die nachrückenden Ovocyten stärker heran als vorher (Taf. VI, Fig. 51). Bemerkenswert ist nur, daß die Ovogenese in einem Keimschlauch desselben Tieres eher eintreten kann als in dem andern. Dies veranschaulicht Fig. 50 (Taf. VI): rechts oben befindet sich das Ovarium noch im Stadium der Spermatogenese, links sind hingegen nur noch einige Spermatiden und eine letzte Spermatocyte vorhanden, die übrigen Zellen sind Ovocyten, wie ihre beträchtliche Größe andeutet. Die Stelle, an der die letzte Spermatocyte und die erste Ovocyte liegen, ist in Fig. 51 bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben.

4. Herausdifferenzierung der Chromosomen.

Der Ruhekern der Spermatocyte I. O. hat den gleichen Bau wie eine junge Ovocyte derselben Größenstufe; das Chromatin durchzieht in Form von unregelmäßigen Strängen den Kernraum, der außerdem einen homogenen dunklen Nucleolus (Taf. VI, Fig. 52) enthält. Die Chromatinstränge weisen hier, wie während der Ovogenese, keinen Längsspalt auf. Die Chromosomen differenzieren sich alle gleichzeitig heraus. Während der Nucleolus verschwindet, verdichten sich die Chromatinstränge zu kurzen gedrungenen Stäbchen, den Chromosomen; die Kernmembran bleibt zunächst noch erhalten. Ein Vorauseilen zweier Chromatinelemente, wie es SCHLEIP für *Angiostomum nigrovenosum* beschreibt, findet bei *Rhabditis aberrans* nicht statt. An Präparaten von *Angiostomum* konnte ich mich mit aller Sicherheit von dem frühzeitigen Auftreten erst eines und dann des zweiten Geschlechtschromosoms überzeugen; die Deutlichkeit der Erscheinung ist dort so groß, daß ich etwas ähnliches bei meinen eignen Objekten nicht hätte übersehen können. Hier erscheinen alle Chromosomen gleichzeitig, und daraus geht hervor, daß das Verhalten der Geschlechtschromosomen selbst bei nahe verwandten Arten verschieden sein kann, wie es auch an andern Tiergruppen beobachtet worden ist. Es treten zehn Chromatinelemente (Taf. VI, Fig. 53) auf, von denen acht deutlich bivalent, zwei hingegen univalent sind (Fig. 53). Nun sind ja diese Spermatocyten aus den Ovocyten hervorgegangen, es muß deshalb die Gesamtzahl der Chromosomen die gleiche sein, falls nicht eine frühzeitige Degeneration bestimmter Chromatinelemente bis zum Zeitpunkt der Chromosomendifferenzierung in der Spermatocyte stattgefunden hat. Das ist aber nicht der Fall, denn offenbar haben sich 16 Chromatinelemente zu den acht Doppelstäbchen vereinigt, während die zwei übrigen ungepaart geblieben sind. Dieses Verhalten weist darauf hin, besonders im Vergleich mit *Angiostomum*, daß die beiden einzelnen Chromatinelemente Geschlechtschromosomen sind. In den Spermatocyten ist mit aller Deutlichkeit der Unterschied zwischen univalenten und bivalenten Chromosomen wahrnehmbar, und so ist hier die Kontrolle gegeben, daß die 18 Chromatinelemente der Ovocyte tatsächlich, wie man ihrem Aussehen nach annehmen konnte, univalent waren, daß also die Reifeteilung des Eies eine Äquationsteilung darstellte.

In einzelnen Fällen kommt es nun vor, daß alle 18 Chromosomen der Spermatocyte vereinigt sind, so daß man neun doppelte Chromatin-

elemente unterscheiden kann (Taf. VI, Fig. 54). Dieses abweichende Verhalten hat SCHLEIP entsprechend für *Angiostomum nigrovenosum* beschrieben. SCHLEIP nimmt an, daß im allgemeinen alle Chromosomen konjugieren, daß aber die Geschlechtschromosomen sich früh wieder voneinander trennen; nur in den oben erwähnten Ausnahmefällen verzögert sich die Trennung, erfolgt aber wohl nachträglich vor der Reifeteilung. Dasselbe glaube ich auch für *Rhabditis aberrans* annehmen zu dürfen, besonders da sich in der ausgebildeten Äquatorialplatte der Reifeteilung nie eine andre Anordnung wahrnehmen ließ, als die der acht doppelten und zwei einzelnen Chromatinelemente (Taf. VI, Fig. 55—58).

5. Die erste Reifeteilung.

In Äquatorialplatten der ersten Samenreifeteilung zählt man, wie soeben erwähnt, mit großer Übereinstimmung stets acht doppelte und zwei einzelne Chromosomen (Fig. 55—58). In welcher Weise diese Chromatinelemente geteilt werden, ist aus einer schrägen Aufsicht der Metakinese (Taf. VI, Fig. 59) und aus der Chromosomenzahl der Spermatocyten II. O. (Taf. VI, Fig. 62—64) zu ersehen. Man zählt in jeder Tochterplatte in der Fig. 59, sowie in der Spermatocyte II. O. zehn univalente Elemente; d. h. die acht gewöhnlichen Chromosomen haben ihre Reduktionsteilung durchgemacht, während die Geschlechtschromosomen äqual verteilt worden sind. Die Art der Teilung ist übrigens der entsprechenden von *Angiostomum* ganz analog. Bei *Rhabditis aberrans* ebenso wie bei *Angiostomum* verhalten sich die Geschlechtschromosomen abweichend, indem sie im Gegensatz zu den Autosomen äqual geteilt wurden. Die Analogie geht aber noch weiter, denn auch bei *Rhabditis* bleiben während der Metakinese jederseits zwei Chromatinelemente, eben die Geschlechtschromosomen, den gewöhnlichen Chromosomen gegenüber zurück (Fig. 60), und zwar eines stärker als das andre, so daß man später oft nur eines auf jeder Seite erkennt (Fig. 61).

6. Die zweite Reifeteilung.

Nach Vollendung der ersten Reifeteilung beginnt sogleich, ohne Einschaltung eines Ruhestadiums, die zweite Samenreifeteilung; auch erleiden die acht Autosomen keine frühe Längsspaltung, wenigstens keine sichtbare, wie dies SCHLEIP bei *Angiostomum* beobachtet hat. Der Verlauf der Teilung ist aber wieder vollkommen analog den entsprechenden Verhältnissen bei *Angiostomum*, indem die Autosomen

äqual geteilt werden, die Geschlechtschromosomen ihre Reduktion erleiden. Dies war schon nach dem Ergebnis der ersten Reifeteilung und nach dem Vergleich mit *Angiostomum* zu erwarten. Die Bestätigung finden wir darin, daß jede Spermatide neun Chromosomen enthält (Taf. VI, Fig. 65, 66). Wie in der ersten Reifeteilung, so verzögern sich auch jetzt die Geschlechtschromosomen bei der Wanderung zu den Spindelpolen, jedoch ist es diesmal natürlich nur eines auf jeder Seite (Taf. VI, Fig. 65, 67). Während Boveri (1911) und Schleip — beide allerdings nur in je einem Fall — wahrnehmen konnten, daß beide Geschlechtschromosomen in eine Spermatide gelangen, konnte ich dies bei *Rhabditis aberrans* nicht finden; hier ist die Verteilung der Geschlechtschromosomen stets eine gleichmäßige.

7. Die Ausbildung der Spermien.

Wie bei *Angiostomum*, so bleiben auch bei *Rhabditis aberrans* je zwei Schwesterspermatiden noch eine Zeitlang in Verbindung, so daß man den Vorgang der Spermienbildung an beiden zugleich beobachten kann.

Zunächst erkennt man, schon auf dem Stadium, wo die Geschlechtschromosomen noch weit vom Spermatidenkern entfernt liegen (Fig. 67) an der Teilungsstelle eine Zone dunkel färbbaren, homogenen Plasmas, die erste Anlage des Restkörpers. Dieselbe wird allmählich etwas breiter, während zugleich die Geschlechtschromosomen den Spindelpolen zuwandern (Taf. VI, Fig. 68). Wenn sie endgültig mit den Autosomen zum Kern der Spermatide vereint sind, nehmen die Restkörper an Ausdehnung zu und trennen sich meistens schon hier voneinander, während sie mit dem Spermium noch verbunden bleiben (Taf. VI, Fig. 69). Jedoch kommt es auch vor, daß die Restkörper zweier Schwesterzellen länger untereinander als mit dem Spermium vereint bleiben. Die Bildung der Restkörper verläuft ebenso wie bei *Angiostomum*; auch sieht man hier, wie dort zwischen den reifen Spermien die dunklen Klümpchen der degenerierenden Restkörper (Taf. IV, Fig. 7).

Wenn das Spermium völlig ausgebildet ist, löst es sich vom Restkörper los (Taf. VI, Fig. 70). Das reife Spermium hat die Gestalt eines hellen Kügelchens, in dessem Innern der kompakte Kern und daneben das mit Eisenhämatoxylin stark färbbare Centriol sichtbar sind (Fig. 70).

Auf die oben geschilderte Weise entstehen also gleichartige

Spermien, von denen jedes ein Geschlechtschromosom besitzt. Nun kommt es aber vor, wenn auch in äußerst seltenen Fällen, daß zweierlei Spermien gebildet werden, solche mit und solche ohne Geschlechtschromosomen; ich habe nur sieben derartige Fälle beobachtet.

Zu diesem Zweck tritt nun bei *Rhabditis aberrans* eine Chromatinregulation ein, die wieder derjenigen vollkommen analog verläuft, die Schleip bei *Angiostomum* beobachtet hat.

Wie schon gezeigt wurde, bleibt während der Metakinese der zweiten Samenreifeteilung jederseits das Geschlechtschromosom den Autosomen gegenüber bei der Wanderung zu den Spindelpolen zurück (Fig. 67), vereinigt sich aber im allgemeinen während der Ausbildung der Spermien mit den gewöhnlichen Chromosomen zum Kern der Samenzelle (Fig. 68). In den erwähnten Fällen, in denen es zur Bildung von zweierlei Spermien kommt, wandert nur eines der beiden Geschlechtschromosomen in die entsprechende Polplatte ein, das andre bleibt nahe der Stelle zurück, wo beide Schwesterzellen noch einige Zeit im Zusammenhang stehen, kommt also in die Anlage des Restkörpers zu liegen (Taf. VI, Fig. 71, 72, 73). Da der Restkörper später vom Spermium abgelöst wird, gelangt auch das zurückgebliebene Geschlechtschromosom nicht in dasselbe hinein. Abgestoßene Restkörper mit dem Geschlechtschromosomen kamen mir bei der Seltenheit des ganzen Vorganges zwar nicht zu Gesicht, doch ist die Annahme berechtigt, daß hier, wie bei *Angiostomum*, das einseitig zurückgebliebene Chromosom später nicht mehr in den Spermakern nachwandert, sondern mit dem Restkörper abgestoßen wird. Besonders das Präparat, nach dem Fig. 72 gezeichnet ist, scheint mir dafür zu sprechen, daß das Zurückbleiben des Geschlechtschromosoms ein endgültiges ist.

Bemerkenswert ist es noch, daß die Bildung von zweierlei Spermien nicht nur bei der Art als solcher, sondern auch innerhalb des einzelnen Individuums so überaus selten ist. Es wäre doch nicht unmöglich, daß die Chromatinregulation, die wohl zweifellos zur Entstehung der atavistischen Männchen führt, nur einzelnen Tieren zukäme, während alle andern weibchenbestimmende Spermien lieferten. Dem ist aber nicht so, sondern man findet neben zahlreichen Spermatiden und Spermien, von denen jedes ein Geschlechtschromosom besitzt, höchstens ein einziges Spermatidenpaar mit dem einseitig zurückbleibenden Geschlechtschromosom (Fig. 73). Und Tausende von Tieren kann man sorgfältig untersuchen, ohne überhaupt die Ausstoßung des Geschlechtschromosoms wahrzunehmen.

VIII. Das Chromatin während der ersten Embryonalentwicklung.

Über die Embryonalentwicklung selbst soll an dieser Stelle nichts gesagt werden, da sie ebenso verläuft, wie sie für *Ascaris megalocephala* von Boveri (1899) und für die Regenwurmnematoden von Ziegler (1895) beschrieben wurde. Jedoch ist hier die Frage zu untersuchen, ob wie bei andern Nematoden, im besondern wie bei *Angiostomum nigrovenosum* die Chromosomen, die in der Äquatorialplatte der Furchungsteilung zu zählen sind, auf späteren Stadien der Embryonalentwicklung einen Zerfall in zwei Komponenten erleiden, ob sie also Sammelchromosomen darstellen. Schleip (1911) konnte für *Angiostomum* feststellen, daß in den beiden ersten Ectodermzellen, die Boveri als die Zellen *A* und *B* bezeichnet hat, bei der Vorbereitung zur Teilung die doppelte Anzahl von Chromatinelementen gegenüber der Chromosomenzahl der Furchungsspindel vorhanden ist; demnach sind die Chromosomen der Keimzellen von *Angiostomum* als Sammelchromosomen anzusehen, die in den somatischen Zellen einen Zerfall erleiden; in der Keimbahn bleiben sie dauernd unzerlegt.

In der Furchungsspindel der *Rhabditis aberrans* lassen sich, wie oben angezeigt wurde, 18 Chromatinelemente zählen (Taf. V, Fig. 31) die durch die Äquationsteilung aus den 18 Chromosomen der Ovocyte hervorgegangen sind. Da im allgemeinen die Fortpflanzung bei *Rhabditis* parthenogenetisch vor sich geht, ist in allen Embryonen die Zahl 18 zu erwarten. Nun ist zwar das Zählen der Chromosomen in den Zellen des Embryos äußerst schwierig; immerhin gelang es, auch in älteren Embryonen in den somatischen Zellen 18 chromatische Elemente mit aller Deutlichkeit zu zählen (Taf. V, Fig. 32). Für die Zellen, in denen die genaue Zahl der Chromosomen nicht festzustellen war, läßt sich wenigstens soviel mit Sicherheit angeben, daß eine Verdoppelung der Chromosomenzahl nicht stattgefunden hat, und zwar ebensowenig in den Urkeimzellen als in den somatischen Zellen. Die Chromosomen der *Rhabditis aberrans* sind demnach keine Sammelchromosomen.

Auch sonst besteht keine sichtbare Verschiedenheit zwischen dem Chromatinbestand der Keim- und Körperzellen, und ein Vorgang, der der Chromatindiminution von *Ascaris megalocephala* vergleichbar wäre, tritt nicht in die Erscheinung.

Wie ich schon angegeben habe, wird in ganz seltenen Fällen eine zweite Reifeteilung durchgeführt, worauf Ei und Samenkern verschmelzen. Wie es in solchen wirklich befruchteten Eiern mit der Chromosomenzahl steht, kann ich nicht angeben, da einerseits die

Befruchtung an sich äußerst selten ist, und anderseits die sichere Feststellung der Chromosomenzahl des Embryos nur in wenigen Fällen gelingt.

An dieser Stelle sei noch einmal an die Frage erinnert, wieviel Chromosomen in den Ovogonien enthalten sein mögen. Nachdem wir gesehen haben, daß die Ovocyte, das reife Ei, die Urkeimzellen und die somatischen Zellen des Embryos alle in gleicher Weise 18 Chromatinelemente enthalten, spricht wohl nichts dagegen, dieselbe Zahl auch in den Ovogonien vorauszusetzen, in denen, wie an der betreffenden Stelle erwähnt wurde, eine Feststellung der Chromosomenzahl nicht möglich war.

IX. Zusammenfassung.

Die Art *Rhabditis aberrans* wird fast ausschließlich von Individuen mit der somatischen Organisation von Weibchen vertreten, die aber nach ihren Keimdrüsen als proterandrische Hermaphroditen anzusehen sind. Die Spermien entstehen zu Beginn der Geschlechtsreife und sammeln sich im Receptaculum seminis an. Wenn die Eier durch das Receptaculum wandern, dringen die Spermien ein; jedoch verschmilzt ihr Kern nicht mit dem Eikern, sondern degeneriert innerhalb des Eiplasmas: das Ei entwickelt sich parthenogenetisch.

Nur ein einziges Mal wurde die Bildung eines zweiten Richtungskörpers und Verschmelzung von Ei- und Samenkern beobachtet, doch konnte das weitere Schicksal des betreffenden Eies nicht festgestellt werden.

Neben den Weibchen entstehen in der sehr geringen Zahl von 0,4‰ Männchen, deren sexueller Instinkt vollkommen zurückgebildet ist. Einmal während meiner 16monatlichen Beobachtung stieg die Zahl der Männchen aus unbekannten Gründen von 0,4‰ auf 16‰; der sexuelle Instinkt dieser Männchen war ebenso wenig ausgebildet wie bei den andern.

In den Ovogonien konnte die Chromosomenzahl nicht festgestellt werden; im Ruhekern und auf seitlichen Ansichten der Teilungen ist kein besonderes Verhalten einzelner Chromosomen wahrzunehmen.

Der Synapsisknäuel liegt exzentrisch. Während der langen Wachstumsperiode durchzieht das Chromatin in Form von unregelmäßigen Strängen ohne Längsspalt den Kernraum; am Ende dieser Phase erscheinen 18 univalente Chromosomen. Dieselben machen in der einzigen vorhandenen Reifeteilung ihre Äquationsteilung durch, so daß der Furchungskern wieder 18 Chromatinelemente aufweist.

Die Spermatocyten gehen aus den Ovocyten hervor, indem dieselben auf einer frühen Wachstumsstufe stehen bleiben; es differenzieren sich gleichzeitig acht doppelte, die Autosomen, und zwei einzelne, die Geschlechtschromosomen, aus dem Kern heraus. In seltenen Fällen sind auch auf diesem Stadium beide Geschlechtschromosomen miteinander vereint. Die erste Samenreifeteilung ist für die Autosomen eine Reduktionsteilung; die Geschlechtschromosomen werden äqual geteilt. Auf diese Weise erhält jede Spermatocyte II. O. acht gewöhnliche und zwei Geschlechtschromosomen. Bei der Wanderung zu den Spindelpolen verspäten sich jederseits die beiden Geschlechtschromosomen. In der zweiten Reifeteilung werden die Autosomen äqual geteilt, während die Geschlechtschromosomen ihre Reduktion erleiden, so daß in jede Spermatide neun chromatische Elemente gelangen, von denen eines ein Geschlechtschromosom ist. Letzteres verspätet sich auch nach dieser Teilung gegenüber den Autosomen bei der Wanderung zu den Spindelpolen. Zwischen zwei Schwesterspermatiden bildet sich eine Zone dunkeln Plasmas aus, die Anlage des Restkörpers der sich später vom Spermium ablöst.

Neben diesem für *Rhabditis aberrans* normalen Verlauf der Spermatogenese, wo also gleichartige Spermien mit je einem Geschlechtschromosom gebildet werden, kann es in Ausnahmefällen zu einer Chromatinregulation kommen, der zufolge zweierlei Spermien entstehen: von den beiden Geschlechtschromosomen, die nach der zweiten Reifeteilung in der Nähe der Äquatorialplatte zurückgeblieben waren, geht nur eines in den Kern des Spermiums ein, während das andre endgültig zurückbleibt und auf diese Weise in den Restkörper zu liegen kommt, der später vom Spermium abgestoßen wird. So entstehen dann zweierlei Spermien, von denen nur die Hälfte das Geschlechtschromosom besitzt.

X. Theoretisches.

Wenn ich mich nun nach Zusammenfassung meiner Ergebnisse der Beantwortung der Fragen zuwende, die ich in der Einleitung anführte, so muß vor allem darauf hingewiesen werden, daß die Fragen, die dort für Hermaphroditismus und Parthenogenese einzeln gestellt wurden, hier an ein und demselben Tier erörtert werden müssen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß *Rhabditis aberrans* sich fast ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzt, daß also die Spermienbildung ein Atavismus ist und nur für ein phylogenetisch älteres Stadium der Art eine Bedeutung gehabt hat. Es wird deshalb gut sein, zunächst die Phylo-

genese der Fortpflanzung der *Rhabditis aberrans* ins Auge zu fassen und dabei an geeigneter Stelle die Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung zu besprechen.

1. Entwicklung des Hermaphroditismus.

Wie MAUPAS (1900) angegeben hat, muß bei freilebenden Nematoden die getrenntgeschlechtliche Fortpflanzungsweise die ursprüngliche gewesen sein; erst sekundär hat sich hieraus die hermaphroditische abgeleitet. Zum Beweis für diese Annahme läßt sich unter den Rhabditen eine Reihe von Arten anführen, bei denen die Entwicklung des Hermaphroditismus verschieden weit vorgeschritten ist.

Einige Arten sind von dem gonochoristischen Zustand noch wenig entfernt; sie bilden, wenigstens in der einen Keimdrüse, ausschließlich befruchtungsbedürftige Eier, in der andern aber zu Anfang der Geschlechtsreife eine Anzahl von Spermien, die dazu ausreichen, einen Teil der später in derselben Keimdrüse entstehenden Eier zu befruchten. Eier, die nach Verbrauch des Spermienvorrates gebildet werden, müssen zugrunde gehen, wenn keine Befruchtung von seiten der Männchen eintritt. Neben den Halbhermaphroditen kommen auch einige eingeschlechtliche Weibchen vor, deren Eier, um entwicklungsfähig zu sein, natürlich befruchtet werden müssen. Nun sind die Männchen solcher Arten zwar weniger zahlreich als bei rein gonochoristischen Arten, und ihr sexueller Instinkt ist auch nicht voll ausgebildet, immerhin besitzen sie für die Erhaltung der Art einige Bedeutung, indem sie nicht selten zur Copulation gelangen.

Bei Arten mit fortgeschrittenerem Hermaphroditismus entstehen keine Halbhermaphroditen und keine eingeschlechtlichen Weibchen mehr, während zugleich eine vollkommenere Elimination der Männchen und eine stärkere Rückbildung ihres sexuellen Instinktes damit Hand in Hand gehen. So kommt man schließlich zu Arten, bei denen die wenigen Männchen atavistische Individuen sind, die auf den früheren gonochoristischen Zustand noch hinweisen, für die Erhaltung der Art aber auf dem vorliegenden Stadium bedeutungslos geworden sind. Die Zweckmäßigkeit des Hermaphroditismus bei solchen Nematoden ist schwer einzusehen; da keine gegenseitige Begattung zwischen den Hermaphroditen eintritt, wie etwa bei den Pulmonaten, kommt es zu keiner Amphimixis. So bliebe nur die Erklärung, daß die Art nicht vermocht hat, ihre Eier selbständig entwicklungsfähig zu machen, so daß Spermien gebildet werden mußten, die dennoch zur Entwicklungserregung des Eies dienten. Nimmt doch LOEB (1906) an, d

Bedeutung der Befruchtung zum großen Teil darauf beruht, daß durch das Spermium Stoffe in das Ei hineingebracht werden, welche ihrer chemischen Natur zufolge Wachstum und Furchung des Eies auslösen; dem Spermium kommt demnach einmal die Aufgabe zu, die väterliche Vererbungssubstanz zu übertragen, anderseits muß es als Entwicklungserreger dienen; beides kann, nach Loeb, unabhängig voneinander geschehen. Die Ausübung der Entwicklungserregung wäre im obigen Falle hier die einzige Aufgabe des Spermiums.

Es kann kaum ein Zweifel bestehen, daß ein Stadium mit vollkommenem Hermaphroditismus, wie es oben geschildert wurde, auch für *Rh. aberrans* in ihrer Phylogenese durchlaufen wurde, ehe die Art zur Parthenogenese überging, und daß die Spermatogenese, die heute nurmehr einen atavistischen Vorgang darstellt, damals im Zusammenhang mit dem Auftreten der Männchen stand. Die Untersuchung dieser atavistischen Spermatogenese zeigt nämlich, daß zweierlei Spermien gebildet wurden, solche mit Geschlechtschromosom in großer Zahl, und solche ohne Geschlechtschromosom in äußerst seltenen Fällen. Für viele andre Tiere konnte ja nun schon nachgewiesen werden, daß Spermien mit dem Geschlechtschromosom weibchenbestimmend, solche ohne dasselbe männchenbestimmend sind. Es liegt kein Grund vor, an dem Bestehen dieses Zusammenhanges zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung für *Rhabditis aberrans* zu zweifeln. Auf dem hermaphroditischen Stadium in der Phylogenese der Art, als alle Spermien zur Verschmelzung mit dem Eikern gelangten, also noch eine wirkliche Befruchtung stattfand, mußten dann auch zweierlei Individuen aus den mit zweierlei Spermien befruchteten Eiern hervorgehen: die zahlreichen weibchenbestimmenden Spermien bedingten die Entstehung der Individuen mit weiblichem Soma, aus denen sich die hermaphroditische Art, wie oben angenommen wurde, fast ausschließlich zusammensetzte; die wenigen männchenbestimmenden Spermien, die der seltenen Chromatinregulation zufolge gebildet wurden, riefen das Auftreten der Männchen hervor, die auch auf dem hermaphroditischen Stadium nur in geringer Zahl vorhanden waren. Wir haben also zu der ausnahmsweisen Entstehung dieser Männchen einen morphologischen Parallelvorgang in der ebenfalls selten eintretenden Chromatinregulation.

Aus welchen Ursachen aber in letzter Linie die Chromatinregulation abzuleiten ist, kann man nicht angeben. Schleip nimmt an, daß das Chromosom der zwittrigen Generation von *Angiostomum*, das in einer Spermatide ausgestoßen wird, andre Eigenschaften besitzt, als die übrigen. Dasselbe gilt wohl auch für *Rhabditis aberrans*; doch liegen

hier die Verhältnisse insofern anders, als nur in seltenen Fällen eines der beiden Geschlechtschromosomen ausgestoßen wird. Kennen wir so die Ursachen nicht, die zu der ausnahmsweisen Bildung von männchenbestimmenden Spermien und damit vermutlich zur Entstehung von Männchen führen (siehe unten), so können wir anderseits mit Sicherheit diesen Vorgängen beim heutigen Zustand unsrer Art jede zweckmäßige Bedeutung absprechen. Sie lassen sich nur von einem phylogenetischen Gesichtspunkt aus verstehen.

2. Entwicklung der Parthenogenese.

Rhabditis aberrans findet, wie die übrigen freilebenden Nematoden der feuchten Erde stets nur während kurzer Zeit günstige Lebensbedingungen, da die Nahrung, welche die Fäulnisherde darbieten, meist rasch aufgezehrt wird, und dann wieder längere Perioden von Nahrungsmangel folgen. Bei einer derartigen Lebensweise ist der Hermaphroditismus an sich eine der Erhaltung der Art günstige Anpassung, indem jedes einzelne Individuum zur Fortpflanzung gelangen kann, ohne, wie bei gonochoristischen Arten, auf das Zusammentreffen mit Individuen des andern Geschlechts angewiesen zu sein.

In der Form jedoch, wie der Hermaphroditismus für verschiedene Nematoden von Maupas (1900) geschildert wurde und wie er auch aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Rhabditis aberrans* bestanden hat, ist er für die Erhaltung der Art keine sehr vorteilhafte Fortpflanzungsweise. Wenn nämlich der Spermienvorrat des Zwitters verbraucht ist, werden noch zwei- bis dreimal so viele Eier abgelegt, welche nicht befruchtet werden können, und daher zugrunde gehen müssen. Um nun die Entwicklung aller Eier zu ermöglichen, sind in der Gruppe der Nematoden zwei Wege eingeschlagen worden. Einmal kann die Zahl der Spermien dadurch vermehrt werden, daß nicht nur einmal zu Beginn der Geschlechtsreife, sondern noch einige Male während derselben Samenzellen gebildet werden. Dieses Verhalten findet sich z. B. nach Schleip bei der parasitischen Generation von *Angiostomum nigrovenosum*. Ferner ist es von Potts (1910) bei der freilebenden *Rhabditis gurneyi* beschrieben worden; bei dieser Art ist die hohe Vervollkommnung des Hermaphroditismus auch daran kenntlich, daß die Männchen offenbar vollkommen reduziert sind; jedenfalls konnte Potts kein Männchen auffinden.

Die zweite Möglichkeit, alle Eier der Entwicklung zugänglich zu machen, liegt darin, daß die Eier, unabhängig vom Spermium, also parthenogenetisch werden. Vollkommen parthenogenetische Nematoden

sind schon früher beschrieben worden und in der Arbeit von Maupas zusammengestellt:

Rhabditis Schneideri, Schneider, Bütschli;
Strongyloides intestinalis, Rovelli;
Strongyloides longus, Grassi und Segré.

Dazu kommen die Arten, deren Parthenogenese Maupas selbst festgestellt hat: *Cephalobus dubius, Cephalobus lentus, Plectus cirratus, Aphelenchus agricola, Alaimus Thamugadi, Macrolaimus crucis.* Nach Maupas hat sich die Parthenogenese dieser Arten aus dem Hermaphroditismus entwickelt. Den Anfang einer solchen Entwicklung beschreibt Maupas bei einem freilebenden Nematoden der feuchten Erde, dem *Diplogaster minor*; wenn der Spermienvorrat dieses Hermaphroditen erschöpft ist, vermögen sich die übrigen Eier, wenigstens bis zum Morulastadium, parthenogenetisch zu entwickeln.

Rhabditis aberrans ist nun weiter fortgeschritten als *Diplogaster minor* in der Entwicklung der Parthenogenese, und daraus ergab sich ein Vorteil; denn wenn, wie oben bemerkt, bei den hermaphroditischen Nematoden außer den selbständig nicht entwicklungsfähigen Eiern noch Spermien gebildet werden mußten, die zu deren Entwicklungserregung dienen sollten, brauchen die Spermien bei der rein parthenogenetischen *Rhabditis aberrans* nicht mehr hervorgebracht zu werden, da hier die Eier selbständig ihre Entwicklung beginnen können. Nun könnte man, wie oben erwähnt, allerdings sagen, daß auch bei *Rhabditis aberrans* noch die Spermien zur Entwicklungserregung dienen, indem sie durch ihre bloße Anwesenheit innerhalb des Eies als Katalysatoren beschleunigend und fördernd auf die Vorgänge des Wachstums und der Furchung einwirken, die auch ohne die Gegenwart des Spermiums bis zu einem gewissen Grade selbständig, allerdings langsamer, verlaufen können. In solcher Weise stellte sich Loeb die Bedeutung der Spermien bei denjenigen Tieren vor, bei denen die künstliche Parthenogenese leicht eingeleitet werden kann, und deren Eier häufig ohne erkennbare äußere Einflüsse und ohne die Gegenwart des Spermiums die ersten Furchungsteilungen zu durchlaufen vermögen. Daß aber den Spermien von *Rhabditis aberrans* auch diese katalytische Wirkung nicht zugeschrieben werden kann, geht aus einer wichtigen, bisher noch nicht erwähnten Beobachtung hervor: ich habe nämlich festgestellt, daß auch solche Eier sich völlig normal entwickeln können, in die kein Spermium eingedrungen war. So ist also hier die ganze Spermienbildung in jeder Beziehung ein rudimentärer Vorgang und

deshalb ebenso nur phylogenetisch zu verstehen wie die Bildung von zweierlei Spermien.

3. Die Entstehung von Männchen.

Nun drängt sich die Frage auf, warum denn zuweilen bei *Rhabditis aberrans* Männchen entstehen. Es müßte zunächst festgestellt werden, ob die Männchen in ihren Keimzellen und somatischen Zellen ein Chromosom weniger haben als die Weibchen. Leider kann ich hierüber nichts aussagen, da die Männchen so sehr selten sind, und in den wenigen Tieren, die mir zur Verfügung standen, das Zählen der Chromosomen nicht gelang. Wir wollen die Annahme machen, sie verhielten sich ebenso wie jene von *Angiostomum nigrovenosum*; wenn das so ist, wie kommt die um eins geringere Chromosomenzahl der Männchen zustande?

Die erste Möglichkeit wäre darin gegeben, daß wie bei den Aphididen und Phylloxeriden während der Eireifung ein Chromosom zugrunde geht. Für diese Annahme liefern mir aber meine Präparate keine Anhaltspunkte. Zudem ist es mir zum mindesten unwahrscheinlich, daß in der Eireifung eine Chromatinregulation neu eingeführt werden sollte, eigens zu dem Zweck, die Entstehung von Männchen zu ermöglichen, die in ihrer geringen Zahl und wegen des Fehlens ihres sexuellen Instinktes für die Erhaltung der Art doch gänzlich bedeutungslos sind.

Eine andre Erklärung ist die folgende: die Männchen von *Rhabditis aberrans* entstehen aus befruchteten Eiern und zwar aus solchen, die mit einem männchenbestimmenden Spermium befruchtet worden sind. Man kann annehmen, daß die wenigen männchenbestimmenden Spermien, die noch gebildet werden, einen besonderen physiologischen Reiz auf das Ei ausüben, dem zufolge ein solches Ei die zweite Reifeteilung durchmacht, so daß der dann mit der reduzierten Chromosomenzahl versehene Eikern mit dem Spermakern verschmelzen kann.

Ein einziges Mal konnte ich, wie schon erwähnt, tatsächlich ein derartiges Verhalten an einem Ei wahrnehmen, jedoch gelang leider nicht der Nachweis, daß das befruchtete Ei sich zu einem Männchen entwickelte. Das betreffende Muttertier wurde isoliert, und die sechs zuerst abgelegten Eier, unter denen sich das befruchtete befand, weiter beobachtet. Alle entwickelten sich zum Larvenstadium; hier aber gingen zwei Tiere zugrunde und die vier übrigen wurden zu Weibchen. So kann ich keinen Beweis für die Richtigkeit meiner Annahme erbringen. Da bei der großen Seltenheit der ganzen Erscheinung der Versuch nicht wiederholt werden konnte, muß die Frage, nach dem

Entstehen der Männchen auf dem heutigen phylogenetischen Stadium der Art zunächst offen bleiben.

4. Das Reduktionsproblem.

Die Fragen nach dem Unterschied zwischen Ovo- und Spermatogenese, sowie nach dem Verhalten des Chromatins bei Parthenogenese stehen bei *Rhabditis aberrans* in engem Zusammenhang mit den Fragen nach der Chromosomenconjugation und -reduktion.

Ein Vergleich zwischen jungen Ovocyten I. O. und Spermatocyten I. O. zeigt sogleich einen großen Unterschied: in den Spermatocyten sind die Autosomen gepaart, nur die Geschlechtschromosomen nicht, in den Ovocyten sind dagegen alle Chromosomen ungepaart. Dementsprechend ist die erste Reifeteilung nur für die Doppelchromosomen der Spermatocyten eine Reduktionsteilung; alle übrigen, sowohl die Geschlechtschromosomen der Spermatocyten als auch sämtliche Chromatinelemente der Ovocyten werden äqual verteilt. Dieses Zusammentreffen von Chromosomenkonjugation und Reduktionsteilung einerseits, von Nicht-Konjugation und Äquationsteilung andrerseits steht gut mit der Auffassung Boveris (1904) im Einklang, der in der Konjugation nur einen Mechanismus zur Ermöglichung der Reduktionsteilung sieht.

An dieser Stelle sei nun auch die Frage berührt, ob wir die Eier von *Rhabditis aberrans* als obligatorisch oder als fakultativ parthenogenetisch anzusehen haben. Die ersteren machen nur Äquationsteilungen durch, fakultativ parthenogenetische Eier, die befruchtet werden können, erleiden stets die Reduktion. Wie wir nun gesehen haben, können, wenn auch nur in seltenen Fällen, die Eier von *Rhabditis aberrans* befruchtet werden; daher muß man sie als fakultativ parthenogenetisch bezeichnen, obwohl diejenigen von ihnen, die sich wirklich parthenogenetisch entwickeln, keine Reduktion erleiden; sie verhalten sich also anders als die übrigen fakultativ parthenogenetischen Eier. Sie entwickeln sich, der oben ausgesprochenen, aber noch nicht bewiesenen Hypothese nach, befruchtet, wenn ein männchenbestimmendes Spermium eingedrungen ist, indem dieses die Reduktion im Ei auslöst, entwickeln sich aber parthenogenetisch, wenn ein solches Spermium nicht eingedrungen ist, sei es keines, sei es ein weibchenbestimmendes, denn dann wird die Reduktion nicht ausgelöst.

Für die Frage der Chromosomenkonjugation ist es schließlich auch von einigem Interesse, daß weder in den heranwachsenden Ovocyten noch in den Spermatocyten vor der Herausbildung der Chromosomen,

irgendein Doppelcharakter der Chromatinfäden zu erkennen war. In den ersteren sollte man es auch nicht erwarten, weil die Chromosomen in der Spindel nicht gepaart sind; wohl aber sollte man es von den Chromatinsträngen der Spermatocyten annehmen. Es ließe sich mancherlei zur Erklärung der Tatsache anführen, allerdings nur rein hypothetisches. In beiden Keimzellenarten könnten die Fäden, allerdings nicht nachweisbar gepaarte Chromosomen darstellen, oder aber die Konjugation der Chromosomen könnte hier viel später erfolgen als man es nach dem Verhalten andrer Tiere als Regel ansehen muß, nämlich erst nach der Herausbildung der Chromosomen.

Wenn das Eindringen des männchenbestimmenden Spermiums in das Ei die Reduktionsteilung herbeiführt, so kommt diese zustande, ohne daß die Chromosomen vorher gepaart waren. Vielleicht conjugieren sie eben unter dem Einfluß des eingedrungenen, männchenbestimmenden Spermiums. Das sind aber alles Fragen, die jetzt noch in keiner Weise beantwortet werden können. Aber man sieht daraus welche Fülle von Problemen sich aufrollt, sobald man die Chromosomengeschichte von Arten studiert, die sich hinsichtlich der Fortpflanzung anders verhalten, als die rein zweigeschlechtlichen.

Freiburg im Br., im August 1912.

Literaturverzeichnis.

W. B. von Baehr, 1904, Die Ovogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

Th. Boveri, 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

— 1909, Über Geschlechtschromosomen bei Nematoden. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

— 1911, Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nigrovenosa. In: S. B. phys.-med. Ges. Würzburg.

— 1899. Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. In: Festschr. zum 70. Geburtstage von C. v. Kupfer.

C. L. Edwards, The idiochromosomes in Ascaris megalocephala and Ascaris lumbricoides. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. V.

— 1911, The sex chromosomes in Ascaris felis. Ibid. Bd. VII.

A. Gulick, 1911, Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutungen dieser Chromosomen. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. VI.

O. Hertwig, 1890, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.

A. Kühn, 1908, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex de Geer und Polyphemus pediculus de Geer. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

J. Loeb, 1906, Untersuchungen über künstliche Parthenogenese und das Wesen des Befruchtungsvorganges.

H. Marcus, 1906, Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Ascaris mystax). In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII.

E. Maupas, 1899, La Mue et l'Enkystement chez les Nematodes. In: Arch. zool. expér. (3). T. VII.

— 1900, Modes et formes de réproduction des Nematodes. In: Arch. zool. expér. (3) T. VIII.

T. H. Montgomery jr., 1911, The spermatogenesis of an Hemipteron, Euschistus. In: Journ. Morphol. Vol. XXII.

T. H. Morgan, 1909, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. In: Journ. exper. zool. Vol. VII.

— 1912, The elimination of the sex chromosomes from the male-producing eggs of Phylloxerans. Journ. exp. zool. Vol. XII.

C. Neuhaus, 1903, Die Postembryonalentwicklung der Rhabditis nigrovenosa. In: Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXXVII.

F. A. Potts, 1910, Notes on the free-living Nematodes. 1. The hermaphrodite species. In: Quart. Journ. mikr. sc. (N. S.). Vol. LV.

D. Tretjakoff, 1904, a. Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV.

— 1904b, Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV.

W. Schleip, 1909, Die Reifung des Eies von Rhodites rosae. L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. Zool. Anz. Bd. XXXV.

— 1911a, Über die Chromatinverhältnisse bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Berichte d. Naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. Bd. XIX.

— 1911b, Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. VII.

— 1912, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. In: Ergebn. u. Fortschritte d. Zool. Bd. III.

A. Schneider, 1866, Monographie der Nematoden. Berlin.

E. B. Wilson, 1909, Recent researches on the determination and heredity of sex. In: Science. N. S. Vol. XXIX.

H. E. Ziegler, 1895, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden bei einer Tubuslänge von 160 mm mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe entworfen, mit Ausnahme der Figuren 6—8, die mit dem Leitzschen Zeichenprojektionsapparat nach Edinger bei der Tubuslänge 160 mm gezeichnet wurden.

Bezeichnungen:

A.dr, Analdrüsen;
B, Bursa;
D, Darm;
D.Z, Darmzelle;
E.D, Enddarm;
Ei, Eikern;
G.Z, Geschlechtszelle;
H, Heterochromosom;
Ho, Hoden;
K.Z, Keimzone;
L, Lippen;
Me, dorsales Medianstück hinter der Spicula;
M.H, Mundhöhle;
N, Nervenring;
Oes, Oesophagus;
Ov, Ovarium;
Ovoc, Ovocyte;
P, Papillen des ♂;
R.K, Richtungskörper;
R.s, Receptaculum seminis;
♀, weiblicher Vorkern.
R.Z, Reifungszone;
Spc, Spicula;
Sp, Spermatide;
Sperm, Spermatocyte;
T.Z, Terminalzelle;
U, Uterus;
V, Vulva;
V.d, Vas deferens;
W.Z, Wachstumszone;
Z, Zahnapparat;
♂, männlicher Vorkern;

Tafel III.

Fig. 1. Weibchen nach dem Leben. Zeiss: Obj. C, Comp.-Oc. 4.

Fig. 2. Vorderende des ♀ nach dem Leben. Zeiss: Obj. E, Comp.-Oc. 4.

Fig. 3. Schwanz des ♀ nach dem Leben. Zeiss: Obj. E, Comp.-Oc. 4.

Fig. 4. Männchen. Nach dem Leben. Zeiss: Obj. C, Comp.-Oc. 4.

Fig. 5. Schwanz des ♂. Nach dem Leben. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 4.

Fig. 6. Halbschematische Rekonstruktion des Ovariums zur Zeit der Spermatogenese. Zeiss: Aprochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 2. Leitzscher Zeichenprojektionsapparat nach Edinger.

Tafel IV.

Fig. 7. Halbschematische Rekonstruktion des Ovariums zur Zeit der Ovogenese. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 2. Leitzscher Zeichenprojektionsapparat nach Edinger.

Fig. 8. Halbschematische Rekonstruktion des Hodens. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 2. Leitzscher Zeichenprojektionsapparat nach Edinger.

Fig. 9—13. Entwicklung der Ovarialanlage. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 6.

Fig. 9. Zwei Keimzellen und zwei Hüllzellen.

Fig. 10. Zwei Keimzellen und mehrere Hüllzellen.

Fig. 11. Vierzellige Keimdrüse.

Fig. 12. Achtzellige Keimdrüse.

Fig. 13. 12—16zellige Keimdrüse.

Fig. 14. Keimzelle der zweizelligen Gonade. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 12.

Fig. 15. Keimzelle der 12—16 zelligen Gonade. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 12.

Fig. 16—25. Stadien der Ovogenese. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 12.

Fig. 16. Ovogonium.

Fig. 17 u. 18. Ovogonienteilungen.

Fig. 19. Synapsis.

Fig. 20—22. Wachstumsstadien.

Fig. 23—25. Herausdifferenzierung der Chromosomen.

Tafel V.

Fig. 26—32. Stadien der Ovogenese. Zeiss, Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc 12.

Fig. 26. Herausdifferenzierung der Chromosomen.

Fig. 27 u. 28. Äquatorialplatten der Reifeteilung, Polansicht.

Fig. 29. Richtungsspindel, tangential.

Fig. 30. Metakinese der Reifeteilung.

Fig. 31. Äquatorialplatte der ersten Furchungsteilung.

Fig. 32. Somatischer Kern des Embryo in Prophase.

Fig. 33—38. Reifeteilung und Befruchtung, nach Präparaten. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp. Oc. 4. Erklärung siehe Text.

Fig. 39—49. Reifeteilung und Befruchtung, nach dem Leben. Zeiss, Obj. E, Comp.-Oc. 6. Erklärung siehe Text.

Tafel VI.

Fig. 50 u. 51. Übergang von Spermato- zu Ovogenese.

Fig. 50. Schnitt durch die Ovarien eines jungen Zwitters, in dem linken Ovarialabschnitt Beginn der Ovogenese. Zeiss: Imm. 1,5, Comp.-Oc. 2.

Fig. 51. Spermatiden, die letzte Spermatocyte und die erste Ovocyte. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 4.

Fig. 52—73. Spermatogenese. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 12.

Fig. 52. Spermatocyte I. O.

Fig. 53 u. 54. Herausdifferenzierung der Chromosomen.

Fig. 55—58. Äquatorialplatten der ersten Samenreifeteilung.

Fig. 59. Schräge Ansicht der Metakinese der ersten Samenreifeteilung.

Fig. 60 u. 61. Seitliche Ansichten der ersten Samenreifeteilung zeigen zurückbleibende Chromosomen.

Fig. 62—64. Spermatocyten II. O., davon Fig. 63 und 64 Schwesterzellen.

Fig. 65 u. 67. Seitliche Ansichten der zweiten Samenreifeteilung; zeigen zurückgebliebene Chromosomen.

Fig. 66. Schwesterspermatiden mit je neun Chromosomen.

Fig. 68. Seitliche Ansicht von zwei Schwesterspermatiden; die Chromosomen sind nachgewandert.

Fig. 69 u. 70. Loslösung des Spermiums vom Restkörper.

Fig. 71 u. 72. Schwesterspermatiden mit einseitig zurückbleibendem Chromosomen.

Fig. 73. Ebensolche neben normalen Spermatiden und Spermien.